MISE EN EVIDENCE DE L'HERMAPHRODISME PROTOGYNE D'*EPINEPHELUS CHLOROSTIGMA* (VALENCIENNES, 1828) AUX SEYCHELLES (PISCES, SERRANIDAE)

par

GUY DE MOUSSAC (1)

RÉSUMÉ.– Cette étude présente le caractère hermaphrodite protogyne d'*Epinephelus chlorostigma*, pêché aux Seychelles sur le plateau de Mahé. L'étude histologique des gonades a permis de suivre leur développement et de mettre en évidence l'apparition d'îlots mâles au sein d'ovaires fonctionnels. Le changement de sexe ne semble pas systématique. Le sex ratio (2,4 femelles pour 1 mâle) traduirait une exploitation déjà importante.

ABSTRACT.– **Sex reversal in the protogynous hermaphrodite *Epinephelus chlorostigma*.** *Epinephelus chlorostigma* studied in Seychelles waters on the plateau of Mahé, is a protogynous hermaphrodit fish. Oogenesis and spermatogenesis are described with histological slides of gonads; mâle islets and formation of atretic bodies are discussed; all females do not transform into males. The ratio of females to males (about 2.4 to 1) should be explained by a quite heavy exploitation.

Mots-clés : *Epinephelus chlorostigma*, Serranidae, ISW, Seychelles, histology, reproduction, hermaphroditism.

La pêche artisanale est très développée aux Seychelles, puisqu'on estime les prises annuelles, toutes espèces confondues, à environ 3000 tonnes qui proviennent pour l'essentiel du plateau de Mahé.

Les Serranidae constituent, avec 10 % des prises totales, une fraction importante de ces captures ; à elle seule, la vieille maconde, *Epinephelus chlorostigma* (Valenciennes, 1828) représente près de la moitié des mérous capturés, soit environ 150 tonnes par an.

Les Serranidae et particulièrement le genre *Epinephelus* sont connus pour être des poissons hermaphrodites protogynes, les mâles provenant du changement de sexe de certaines femelles (Smith, 1959; Reinboth, 1968 ; Bruslé, 1975 ; Chen 1980 ; Bouain, 1980). Comme Reinboth (1968) le suggérait, cette première étude démontre qu'*Epinephelus chlorostigma* ne fait pas exception à la règle. Une description histologique précise les modalités du changement de sexe.

(1) ORSTOM, B.P. 570, Victoria, Seychelles.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

L'ensemble des poissons étudiés provient de pêches à la ligne à main réalisées sur le plateau des Seychelles (4°S - 55°E) à des profondeurs de 30 à 60 m, d'octobre 1984 à juin 1985 (fig. 1).

Poids et longueurs totales (au cm inférieur) sont mesurés à bord, sur tous les individus pêchés lors des embarquements. Le sexe et le stade sexuel sont déterminés macroscopiquement : les femelles sont identifiées par la présence de lamelles ovariennes alors que les mâles sont reconnus par l'existence de testicules constitués d'un tissu blanc assez dense.

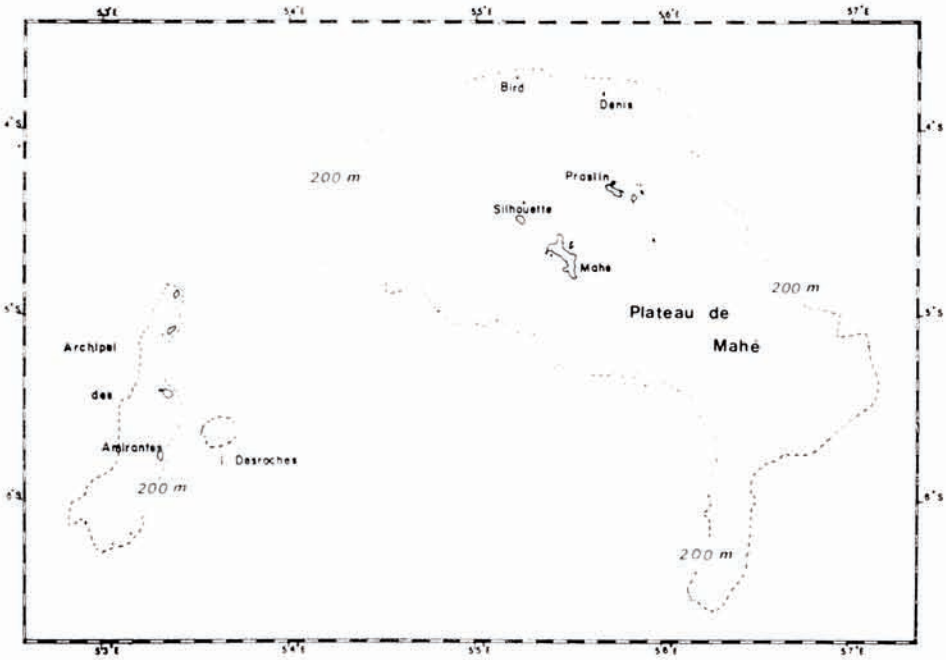


Fig.1. – Présentation du plateau de Mahé et des Amirantes.

Certaines gonades sont prélevées en mer : un échantillon provenant de la partie centrale est fixé dans du liquide de Bouin aqueux pour une étude histologique au laboratoire. Ce prélèvement est systématique pour les gonades dont la détermination macroscopique est douteuse. La répartition homogène du stade de maturation des ovocytes dans la gonade est vérifiée par l'examen de coupes sériées. Les coupes (6 à 8 μm d'épaisseur) sont colorées à l'hématoxyline de Groat-éosine et observées au microscope optique.

RÉSULTATS

Stades de maturité sexuelle

Observations macroscopiques

Une échelle de détermination macroscopique rapide et simple du sexe et du stade sexuel des gonades est décrite dans le tableau I. Dans le cas où la gonade présente à la fois des caractères mâle et femelle, le stade est qualifié de transition.

Tabl. I. – Echelle de détermination macroscopique de maturité sexuelle (*E. chlorostigma*).

Stade	Femelle	Mâle
1	♀ immature : 2 ovaires très fins et rosés; ovocytes non visibles; lamelles ovariennes non visibles à l'œil.	–
2	♀ inactive : ovaire rosé à blanc; les ovocytes petits sont visibles et restent enveloppés dans un tissu à apparence spongieuse; apparition des lamelles ovariennes.	2 testicules à section triangulaire; peu de sperme s'écoule après incision ; gonades encore organisées en lamelles, mais beaucoup plus épaisses.
3	♀ mature active : irrigation et volume de l'ovaire se développent. Coloration blanc-jaune; ovocytes nettement visibles encore adhérents aux lamelles ovariennes qui se séparent facilement.	section triangulaire avec un sinus central d'où s'écoule le sperme ; nombreux petits points rouges à la surface des testicules; irrigation superficielle; disparition de l'organisation en lamelles.
4	♀ prête à pondre : ovaire boursoufflé; irrigation abondante; les ovocytes se libèrent facilement.	section ovale et blanche; le sperme s'écoule par simple pression sur l'abdomen; irrigation maximale.

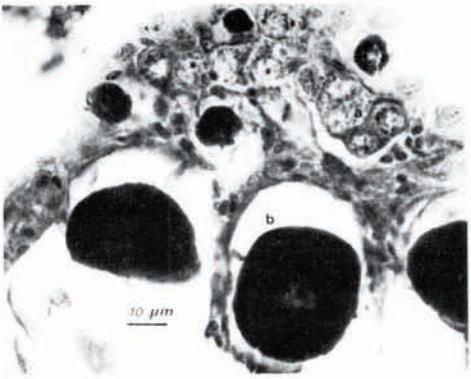
Observations microscopiques

Une échelle de détermination histologique, basée sur les observations de Moe (1969) sur *Epinephelus morio* dans le Golfe du Mexique, a été légèrement modifiée pour être appliquée à *E. chlorostigma*.

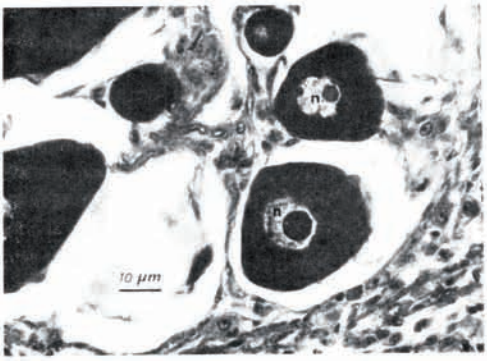
A leur stade le plus précoce, les cellules germinales mâles (spermatogonies) et femelles (ovogonies) ne sont pas différenciables en microscopie optique. Il s'agit de grosses cellules acidophiles (claires) de diamètre de 8 à 12 µm, groupées par 4 ou 6. Le noyau, très gros, représente plus de 50 % de ce diamètre. Un seul nucléole apparaît au centre du noyau. La chromatine est visible (fig. 2a et 3a).

L'ovogenèse est ensuite différenciée en 5 stades :

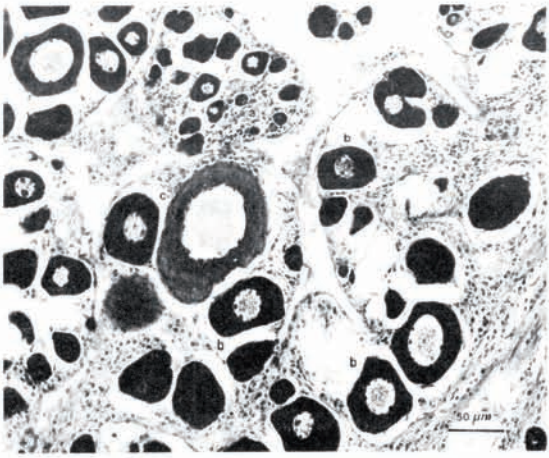
Stade 1 – Ovocytes primaires : cellules de 30 à 70 µm de diamètre à cytoplasme basophile (noir) ; le volume du noyau diminue ; la chromatine est peu discernable, le bord du noyau peu net et le nucléole migre à la périphérie (fig. 2a, 2b et 2c).



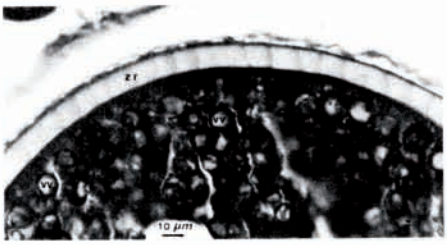
a



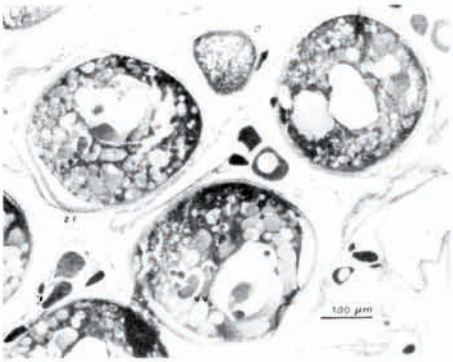
b



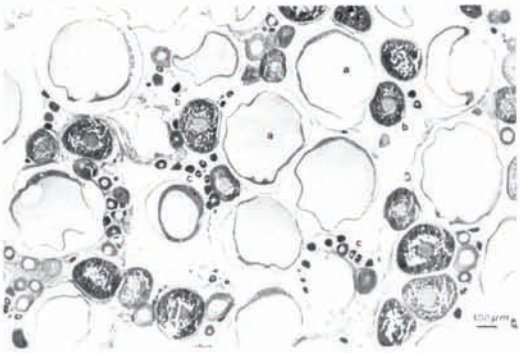
c



d



e



f

Fig. 2. – Ovogenèse chez *E. chlorostigma*. 2a - femelle stade 1 de 37 cm (novembre 84); a : ovogonies, b : ovocytes primaires. 2b - ovaire de femelle de 34 cm (novembre 84); ovocyte primaire; n : nucléole. 2c - ovaire de femelle de 41 cm (octobre 84); a : ovogonies, b : ovocytes en attente, c : ovocytes en début de vitellogenèse. 2d : ovaire de femelle de 34 cm (mai 85); maturation, vitellogenèse; zr : zona radiata, vv : vésicule vitelline. 2e - ovaire de femelle de 39 cm (mai 85); fin de vitellogenèse; zr : zona radiata, vv : vésicule vitelline. 2f - ovaire de femelle en préponte, de 37 cm (mai 85); a : ovocyte mûr, b : ovocyte en début de vitellogenèse, c : ovocyte en attente.

Stade 2 – Ovocytes en attente : la forme de la cellule devient très variable (diamètre de 40 à 260 µm). Le cytoplasme est très basophile. Plusieurs nucléoles, dont un plus gros que les autres, se différencient. Les bords du noyau sont nets (Fig. 2c).
Stade 3 – Début de la vitellogenèse : la cellule devient ronde (diamètre de 120 à 400 µm). Le noyau représente la moitié du diamètre de l'ovocyte; on y distingue les chromosomes, et les nucléoles à la périphérie. Des vésicules vitellines apparaissent plus claires dans le cytoplasme. Différenciation de la zona radiata (fig. 2c).
Stade 4 – Maturation - vitellogenèse : diamètre de la cellule 230 µm à 500 µm. Les chromosomes et les nucléoles sont nettement visibles; ils perdent leur intégrité à la fin du stade. Une fusion des vésicules vitellines commence dans la partie centrale du cytoplasme puis s'étend vers la périphérie. La zona radiata se développe (fig. 2d et 2e).
Stade 5 – Ovocyte mûr : ce stade donne naissance à un vitellus clair acidophile. L'ovocyte augmente considérablement de taille (diamètre 400 à 600 µm). La zona radiata forme la membrane du futur œuf (fig. 2f).

Après le stade spermatogonie, la spermatogenèse est décrite par 4 stades (fig. 3a et 3b).

Stade 1 – Spermatocyte primaire : le volume de cytoplasme et le diamètre de la cellule (4 à 8 µm) diminuent. Le noyau apparaît basophile. Les cellules (10 à 50) sont groupées en cryptes.
Stade 2 – Spermatocyte secondaire : les cellules sont plus petites (4 à 6 µm), la concentration du noyau leur donne un caractère basophile. Les cryptes sont alors bien définies avec un nombre de cellules plus élevé.
Stade 3 – Spermatide : les cryptes contiennent de nombreuses cellules de 3 à 4 µm. Le cytoplasme toujours discernable a beaucoup régressé.
Stade 4 – Spermatozoïdes : ils apparaissent comme des cellules rondes à flagelle avec un cytoplasme très réduit (visible au grossissement x 1000). Les spermatozoïdes sont regroupés en faisceaux. Leur densité semble cependant beaucoup plus faible que celle que l'on observe chez la majorité des poissons.

Le développement des gonades

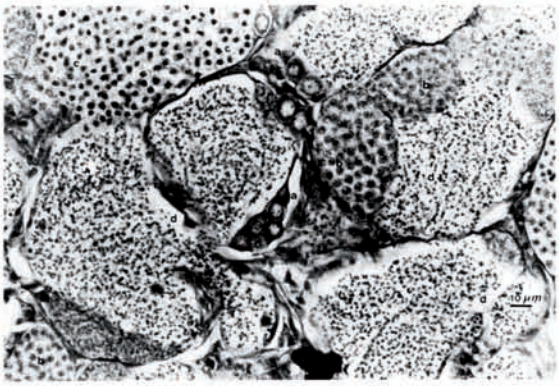
En s'inspirant des travaux de Smith (1959), Smith and Young (1966), Moe (1969) on peut récapituler le développement des gonades par la succession de 10 stades : pour les femelles le stade 1 est immature ; les stades 2, 3 et 4 correspondent respectivement à des individus matures inactifs, actifs et en préponte , le stade 5, femelle en postponte et le stade 6, stade de transition, sont parfois difficiles à distinguer.

Pour les mâles, le stade 7 correspond à un stade immature ; les stades 8, 9 et 10 correspondent respectivement à des mâles matures, inactifs, actifs et en pré-émission. Le stade 7, caractérisé selon Moe (1969) par la présence de nombreux ovocytes au stade 2 dans le testicule, n'a jamais été observé chez *E. chlorostigma,* alors que cet auteur le signale chez *E. morio,* et que Bruslé (1975) le signale chez *E. aenus* et *E. guaza.*

Relation taille/sexe

L'étude repose sur l'observation de 227 spécimens dont 58 ont fait l'objet d'un examen histologique des gonades. La relation entre la taille de l'individu et son sexe (fig. 4, tabl. II) suggère qu'*E. chlorostigma* est une espèce hermaphrodite

protogyne. Le changement de sexe interviendrait dès 34 cm LT. Les premiers mâles actifs apparaissent à 37 cm LT.



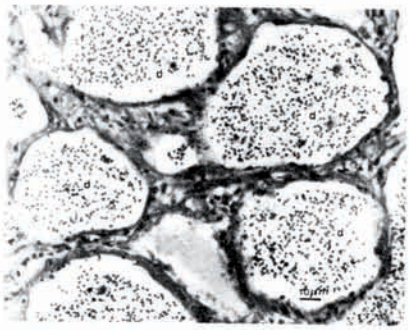


Fig. 3.– Spermatogenèse chez *E. chlorostigma*. 3a - testicule de mâle de 39 cm (mai 85). 3b - testicule de mâle mature, 38 cm (mai 85); a : spermatogonies; b : spermatocytes primaires; c : spermatocytes secondaires; d : spermatozoïdes.

La succession des sexes

Le stade femelle

Les observations histologiques et macroscopiques montrent que tous les petits individus de taille inférieure à 33 cm sont des femelles matures ou immatures dont les ovaires ne présentent aucune trace de spermatogenèse (sauf 1 poisson de 28 cm).

Les flots mâles (fig. 5a, 5b et 5c) : chez certaines femelles, on observe des cellules germinales mâles dans les ovaires. Ces cellules apparaissent, dans la majorité des cas, au sein d'ovaires actifs, stade 3 et 4 ; elles proviennent de la différenciation cellulaire de certaines gonies. Les spermatogonies ne sont pas différenciables des ovogonies en microscopie optique; il n'est alors pas possible de déterminer le caractère mâle ou femelle de ces cellules et de juger de leur importance respective ou de leur devenir.

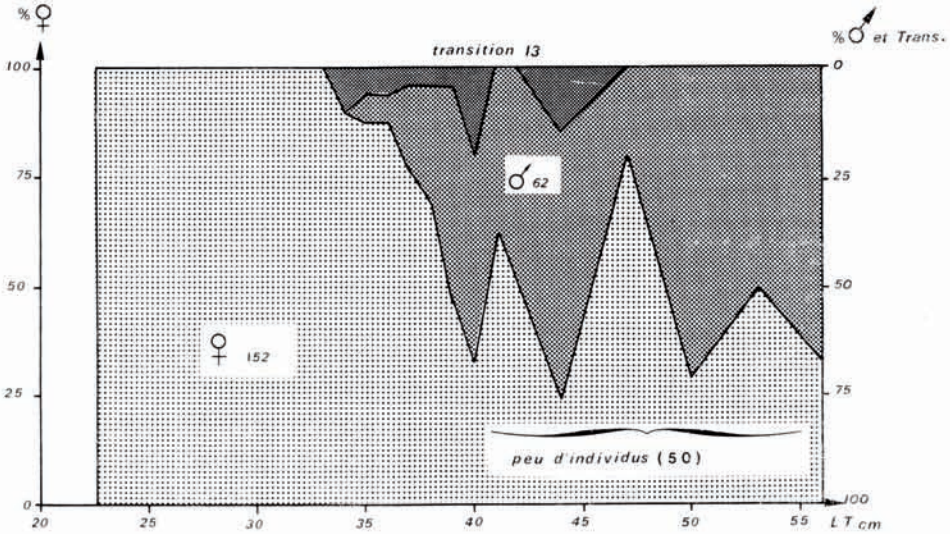


Fig. 4.– Répartition des sexes, déterminés macroscopiquement, en fonction des tailles chez *E. chlorostigma* (octobre 84 à juin 85).

Tabl. II. – Relation entre la longueur moyenne et le sexe (détermination macroscopique) chez *E. chlorostigma*. n : nombre d'observations; LT : Longueur moyenne (en cm); σ : écart type (sur n).

		n	LT (cm)	σ	long (cm) min/max
Femelle					
Stade	1	8	25,6	1,9	23 - 29
	2	42	36,0	3,8	26 - 44
	3	79	37,3	5,3	28 - 56
	4	23	38,0	5,8	31 - 53
Total	♀	152	36,5	5,5	23 - 56
Mâle					
Stade	2	12	43,6	6,6	35 - 55
	3	44	41,6	4,7	37 - 57
	4	6	41	1,5	39 - 43
Total	♂	62	41,9	5,0	35 - 57
Transition		13	39,0	2,9	34 - 45

L'apparition de spermatocytes dans les ovaires n'intervient de façon significative que vers 33 à 37 cm. Ils sont alors organisés dans plusieurs cryptes d'un diamètre de 25 à 50 μm. L'ensemble de ces cellules germinales mâles est qualifié d' « îlot mâle ». Tous les stades de la spermatogenèse peuvent y être présents y compris le stade fonctionnel de spermatozoïde.

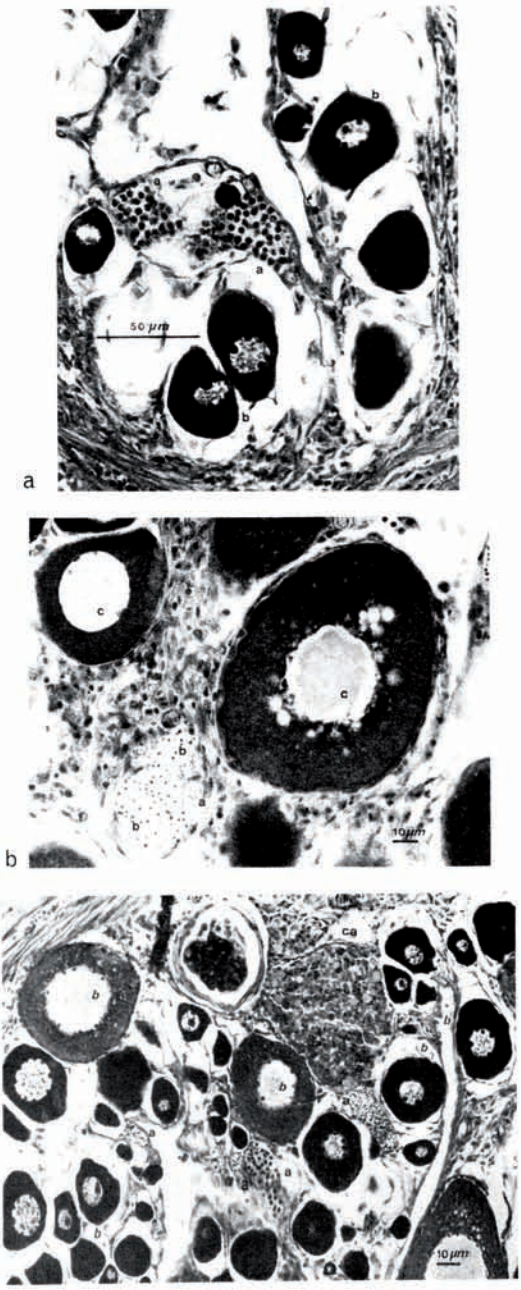


Fig. 5.– Ilots mâles au sein d'ovaires fonctionnels. 5a - ovaire de femelles de 43 cm (octobre 84); a : crypte de spermatocytes secondaires; b : ovocytes en attente. 5b - ovaire de femelle de 42 cm (octobre 84); a : spermatogonies (?); b : spermatides; c : ovocytes en début de vitellogenèse. 5c - ovaire de femelle de 42 cm (mai 85). a : flot mâle : spermatocytes secondaires et spermatides; b : ovocytes : en attente et en début de vitellogenèse; c : corps atrétique.

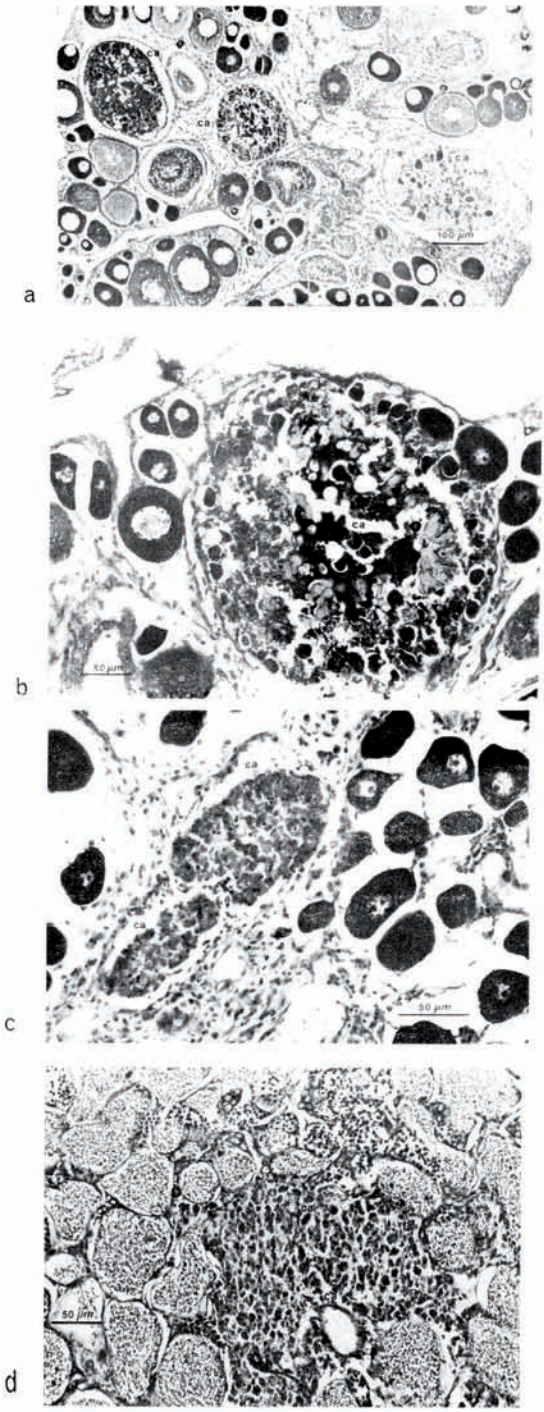


Fig. 6. – Corps atrétiques. 6a - corps atrétique (ca) en début de formation, femelle de 34 cm (décembre 84); 6b - corps atrétique en cours de formation, femelle de 31 cm (mai 85); 6c - corps atrétique formé dans un ovaire; femelle de 37 cm (novembre 84); 6d - corps atrétique dans un testicule, mâle de 37 cm (mai 85).

Ces îlots sont cependant peu nombreux et localisés de préférence à la périphérie des lamelles ovariennes.

Les corps atrétiques : simultanément à l'apparition d'îlots mâles dans les ovaires, des corps atrétiques se différencient. Ce sont des masses brunâtres, granuleuses, qui proviennent de la résorption d'ovocytes au stade 4.

La formation de ces corps est représentée sur les figures 6a et 6b. Ce sont des ovocytes qui n'ont pas été expulsés au cours de la ponte et qui, selon Moe (1969), ne pourraient retourner à un stade plus jeune. Ils doivent alors être résorbés. La zone radiata se lyse et le cytoplasme de l'ovocyte se désorganise. Il ne reste alors que quelques globules qui perdent leur caractère basophile, deviennent jaunâtres puis bruns et apparaissent granuleux (fig. 6c).

Les corps atrétiques sont donc la preuve d'une ponte antérieure. D'après l'étude de quelques coupes sériées, il semblerait que les corps atrétiques soient plus nombreux à proximité de l'oviducte qu'aux extrémités des ovaires.

A l'exception d'un cas, la présence d'îlots mâles dans les ovaires est toujours associée à celle de corps atrétiques, mais la réciprocité n'est pas vraie.

Le stade mâle

Au cours de la transformation de l'ovaire en testicule, les corps atrétiques persistent dans la gonade et sont donc de véritables cicatrices d'anciens ovocytes. Ces corps présents dans un testicule dénotent ainsi une ancienne activité ovarienne, ce qui laisse entendre que tous les individus sont d'abord femelles avant de devenir éventuellement mâles.

Toutes les coupes histologiques de testicules contiennent des corps atrétiques; leur nombre et leur importance semble diminuer avec l'augmentation de longueur du poisson (fig. 6e).

Le schéma hypothétique de l'évolution des gonades est présenté sur la figure 7.

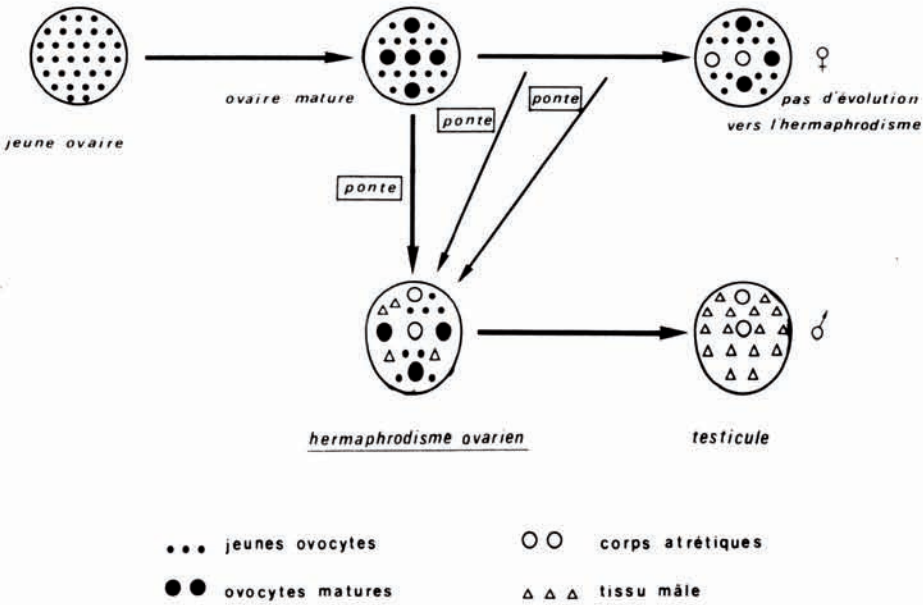


Fig. 7. – Schéma synoptique hypothétique de l'évolution des gonades et du changement de sexe chez *E. chlorostigma*.

DISCUSSION

Les poissons téléostéens sont les seuls vertébrés où l'hermaphrodisme est un mode classique de reproduction.

L'hermaphrodisme protogyne semble être de règle pour le genre *Epinephelus* (Smith, 1959), et est confirmé ici pour *E. chlorostigma*. D'autres modalités existent cependant chez les Serranidae, comme l'hermaphrodisme synchrone signalé par Bruslé (1983) chez *Serranus hepatus*.

L'hermaphrodisme testiculaire ne semble pas exister pour *E. chlorostigma* , aucun ovocyte intact n'ayant été retrouvé dans un testicule. Il est cependant signalé chez *E. merra, E. pachycentrum* et *E. sexfasciatus* par Van Oordt (1933).

En revanche, l'hermaphrodisme ovarien est présent chez la plupart des femelles d' *E. chlorostigma,* avec la présence d'îlots mâles au sein d'ovaires fonctionnels. Smith (1965) signale des structures identiques chez *Petrometopon*, de même que Reinboth (1967) chez *Chelidoperca* et Bruslé (1975) chez *E. guaza*.

Les îlots mâles sont dispersés partout dans les 2 ovaires : il n'a pas été mis en évidence de différence significative de stade sexuel au sein d'une gonade ni entre les 2 gonades d'un même poisson. Il s'agit là encore d'une situation fort commune chez les Epinephelinae, mais qui n'est pas de règle pour tous les Serranidae : Hasting (1981) signale la présence de tissu mâle uniquement sur le bord externe de la paroi ovarienne, côté ventral, chez *Hemanthias vivanus*. Selon Chen (1980), le changement de sexe à cette période permet d'éviter une autofécondation.

Dans nos pêches, sur 21 individus de taille supérieure à 45 cm LT, 10 étaient des femelles fonctionnelles. Ces femelles de taille particulièrement élevée ont été capturées sur le bord externe du plateau de Mahé à des profondeurs de 60 à 100 m. La présence de ces grandes femelles actives peut s'expliquer de deux façons : (1) le changement de sexe est progressif et réparti sur une large gamme de taille (34 à 56 cm LT) ; c'est l'avis de Chen (1980) pour expliquer l'existence de femelles d'*E. diacanthus* de taille importante, et de Bruslé (1975) pour *E. aenus* et *E. guaza*; (2) la seconde hypothèse est que toutes les femelles ne changent pas de sexe et que l'hermaphrodisme n'est pas un phénomène obligatoire (Atz, 1964 ; Moe, 1969).

Il semble en fait, et c'est l'avis de Shapiro (1984), que dans la majorité des cas ces deux hypothèses soient valables et associées, selon le schéma illustré par la figure 7.

Le plus petit individu capturé mesurait 23 cm LT ; l'étude n'a pas permis d'observer de poissons de taille inférieure, étant donné la sélectivité de l'engin de pêche, les hameçons utilisés étant trop grands. Il est cependant fort probable que tous les individus plus petits que 23 cm LT sont aussi des femelles, comme c'est le cas chez les autres Epinephelinae hermaphrodites protogynes : *E. morio* (Moe, 1969), *E. guaza* et *E. aenus* (Bruslé, 1975).

Le sex-ratio d' *E. chlorostigma* dans l'échantillon étudié est de 2,4 femelles pour 1 mâle (214 individus). Selon Atz (1964), le sex-ratio varie en fonction des conditions du milieu mais aussi en fonction de la pression de pêche. Une augmentation de l'exploitation diminuera la pression démographique et réduira le change-

ment de sexe. Le nombre relatif de femelles augmentera et en conséquence, le potentiel de reproduction. Ce phénomène de résistance d'une population à sa diminution a déjà été observé par Moe (1969) ; *E. morio* est fortement exploité dans le golfe du Mexique, le sex-ratio (♀ / ♂) est de 2/1, alors qu'*E. striatus* peu exploité aux Bermudes a un sex-ratio de 1/1. Thompson et Munro (1978) rapportent des cas similaires aux Caraïbes où des stocks peu exploités de Serranidae, *E. striatus* et *Mycteroperca venenosa,* ont respectivement des sex-ratio de 0,72/1 et 0,85/1, alors que des espèces fortement exploitées comme *E. guttatus* et *Petrometopon cruentatum* ont des sex-ratio de 5,6/1 et 6,0/1.

La valeur 2,4/1 observée aux Seychelles pourrait déjà indiquer un indice d'exploitation relativement important.

Il n'existe malheureusement aucune autre valeur permettant un élément de comparaison pour cette espèce. La population d'*E. chlorostigma* du tombant NE du plateau de Mahé (60 à 100 m de profondeur) a un sex-ratio de 1,1/1 (32 individus); ce rapport plus équilibré peut s'expliquer par une exploitation beaucoup moins intense.

CONCLUSION

Cette étude constitue une première approche qui a permis de démontrer le caractère hermaphrodite protogyne non systématique du cycle sexuel de la vieille maconde, *Epinephelus chlorostigma.*

Le sex-ratio déséquilibré de cette espèce pourrait être le signe d'une exploitation importante. Ce dernier point mérite d'être approfondi pour une meilleure gestion de la ressource, en particulier les variations du sex-ratio en fonction du lieu géographique (échantillonnage stratifié).

D'un point de vue strictement biologique, bien des points demeurent encore à éclaircir tels que l'origine et le déterminisme de ce changement de sexe.

REFERENCES

ATZ J.N., 1964.– Intersexuality in fishes. pp. 145-232 *In* : Intersexuality in vertebrates including man (Eds. C.N. Armstrong and A.J. Marshall), London, Academic press.

BOUAIN A., 1980.– Sexualité et cycle sexuel des mérous (poissons, téléostéens, serranidés) des côtes du sud tunisien. *Bull. off. natn. Pêch. Tunisie,* 4 (2) : 215-229.

BRUSLE J. & BRUSLE S., 1975.– Ovarian and testicular intersexuality in two protogynous mediterranean groupers, *Epinephelus aenus* and *Epinephelus guaza.* pp. 222-227. *In* : Intersexuality in the Animal Kingdom. Reinboth R. ed.

BRUSLE S., 1983.– Contribution to the sexuality of a hermaphroditic teleost, *Serranus hepatus* L. *J. Fish Biol.,* 22 : 283-292.

CHEN C.P., H. SIEH H.-L., 1980.– Some aspects of the sex change and reproductive biology of the grouper, *Epinephelus diacanthus* (Cuvier et Valenciennes). *Bull. Inst. Zool. Academia Sinica,* 19 (1) : 11-17.

HASTINGS P.A., 1981.– Gonad morphology and sex succession in the protogynous hermaphrodite *Hemanthias vivanus* (Jordan and Swain). *J. Fish Biol.,* 18 : 443-454.

MOE M.A., 1969.– Biology of the red grouper *Epinephelus morio* (Valenciennes) from the eastern Gulf of Mexico. *Prof. Ser. mar. mab. Fla.*, 10 : 1-95.

REINBOTH R., 1967.– Protogynie bei *(Helidoperca hirundinacea* Cuv. et Val.) (Serranidae). Ein diskussionsbeitrag zur stammesgeschite amphisexuelles Fische. *Annotnes Zool. Jap.*, 40 : 316-325.

SHAPIRO D.Y., 1984.– Sex Reversal and Sociodemographic process in coral reef fishes. pp. 104-119. *In* : fish Reproduction (Eds G.W. Botts and R.J. Wooton London, Academic press.

SMITH C.L., 1959.– Hermaphroditism in some fishes from Bermuda. *Pap. Mich. Acad. Sci.*, 44 : 111-119.

– 1965.– The patterns of sexuality and the classification of serranid fishes. *Am. Mus. Novit.*, 2207 : 1-10.

SMITH C.L. & YOUNG P.H., 1966.– Gonad structure and the reproduction cycle of the kelp bass, *Paralabrax clathratus* (Girard), with comments on the relationships of the serranid genus *Paralabrax*. *Calif. Fish Game*, 52 (4) : 282-292.

THOMPSON R. and MUNRO J.L., 1978.– Aspects of the biology and ecology of Caribbean reef fishes : Serranidae (hinds and groupers). *J. Fish Biol.*, 12 : 115-146.

VAN OORDT G.J., 1933.– Zur sexualität der Gattung *Epinephelus* (Serranidae, Teleostei). *Z. mikosk-anat. Forsch.*, 33 : 525-533.

Accepté pour publication le 07.02.86